Bijdragen tot de Dierkunde, 55 (1): 25-35 — 1985

ÉTUDE CYTOLOGIQUE COMPARÉE DU SPERMATOZOÏDE CHEZ QUELQUES GÉOPHILOMORPHES (CHILOPODA)

par

RAJAÂ BENIOURI

*Université de Lille I, L.A. du C.N.R.S. no. 148, Laboratoire de Biologie Animale, 59655 Villeneuve d'Ascq Cédex, France**

ABSTRACT

The ultrastructure of the spermatozoa has been investigated in three common Geophilomorpha of northern France: *Necrophloeophagus longicornis*, *Haplophilus subterraneus* and *Scolioplanes acuminatus*.

In these three genera the spermatozoa are long and thread-like. Nevertheless, specific differences are shown. The length and shape of the acrosomes vary within the species studied. The nucleus shows always two different zones: a granular zone wound in a prominent helix around a central and linear zone of fibrillar or fibrillo-granular material. The connecting organite is either round-headed or ogive-shaped.

The middle piece contains the flagellar complex, eccentric and provided with a thin sheath in *N. longicornis* and *S. acuminatus*, or subaxial and surrounded by a thick sheath in *H. subterraneus*.

In all genera studied the mitochondria have different structures according to their places along the middle piece: mitochondria are high in the anterior part and low and wide in the middle and posterior parts of the middle piece. Moreover, cavities between mitochondria are filled with particles of glycogen.

The structures of the end pieces are comparable in the three species.

INTRODUCTION

L'étude ultrastructurale des gamètes a fait l'objet de recherches chez différentes espèces appartenant à tous les ordres de Chilopodes: *Geophilus linearis* C. L. Koch (cf. Horstmann, 1968), *Lithobius forficatus* (Linnaeus) (cf. Descamps, 1972; Camatini et al., 1974; Reger et al., 1980), *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus) (cf. Camatini et al., 1977), *Himantarium gabrielis* (Linnaeus) (cf. Cotelli et al., 1978) et *Scolopendra morsitans* (Linnaeus) (cf. Camatini & Franchi, 1979).

Cependant, les études comparatives entre les familles d'un ordre donné n'ont pas été entreprises. C'est pourquoi il nous a semblé intéressant de préciser les données cytologiques acquises chez les Géophilomorphes et de les généraliser, afin qu'elles puissent servir de support à une étude phylétique comparable à celle qui a été réalisée chez les Diplopodes par Baccetti et al. (1979).

* Adresse actuelle de l'auteur: Faculté des Sciences, Département de Biologie, B.P. 300, Tetouan, Maroc.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les recherches ont été effectuées sur des individus des espèces suivantes: *Scolioplanes acuminatus* Leach, *Necrophloeophagus longicornis* Leach et *Haplophilus subterraneus* Leach.

Microscopie électronique à transmission

Les testicules sont fixés au glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon monophosphate de Na/diphosphate de Na 0,1 M à pH 7,2, puis post-fixés par l'acide osmique à 1 % dans le même tampon; ils sont inclus dans l'araldite.

Les polysaccharides sont mis en évidence par la technique à la thiosemicarbazide (TSC) — protéinate d'argent (méthode de Seligman modifiée par Thiéry (1967)).

Les grilles sont examinées au microscope électronique Siemens Elmiskop IA, Hitachi HU 11 E ou Jeol JEM 100 CX.

Microscopie électronique à balayage

Elle a été employée pour l'étude morphologique des gamètes. Les spermatozoïdes prélevés dans les vésicules séminales, sont fixés par le glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon monophosphate de Na/diphosphate de Na 0,1 M à pH 7,2 puis deshydratés. Après lavage, les pièces sont lyophilisées et métallisées sous vide par un mélange platine-paladium. Les préparations sont étudiées au microscope Stereoscan MK II a (Cambridge) ou ISI Super III A.

RÉSULTATS

A. *Anatomie de l'appareil génital*

L'appareil génital mâle des Géophilomorphes est constitué de deux testicules, réunis entre eux par le vas deferens. Ce fin canal, très circonvolué, est suivi d'une partie épaissie qui se divise en deux tubes de même diamètre et aspect que le tube unique dont ils sont issus. Les deux tubes se rejoignent dans la partie postérieure du corps pour former le ductus ejaculatorius, où viennent déboucher deux paires de glandes accessoires.

B. *Étude cytologique*

Chez les Géophilomorphes, les spermatozoïdes sont enroulés sur eux-mêmes lorsqu'ils sont prélevés dans la partie renflée du vas deferens. Le gamète est long (environ 3 mm) et présente la structure classique des spermatozoïdes des Chilopodes: une tête (noyau, acrosome) et une queue (zone d'attache, pièce intermédiaire, pièce terminale).

Nous envisagerons successivement les différents constituants du gamète chez *N. longicornis, H. subterraneus* et *S. acuminatus*.

Necrophloeophagus longicornis

Acrosome: Le spermatozoïde montre un très court acrosome (environ 1,1 µm de longueur sur 0,2 à 0,3 µm de large) (fig. 1).

Noyau: Il présente un axe central et une spire saillante (fig. 1). Le diamètre de l'axe central augmente régulièrement depuis la région antérieure (0,15 µm) vers la région postérieure (0,35 µm). La zone interne est moins dense aux électrons (fig. 2).

Les images de microscopie électronique à balayage (fig. 1) montrent qu'une seule spire de matériel granulaire parcourt le noyau (fig. 3a).

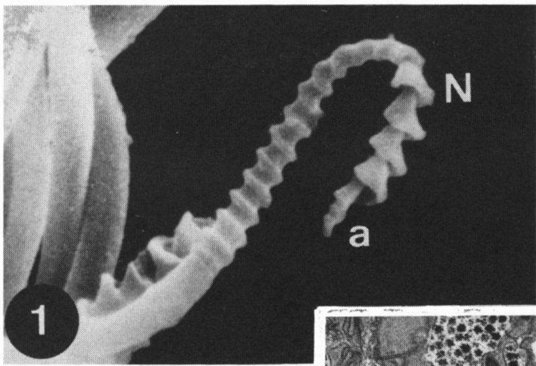
Les caractéristiques géométriques de cette spire varient d'une extrémité du noyau à l'autre (fig. 2). La membrane plasmique est séparée de l'enveloppe nucléaire par une distance sensiblement constante de 30 à 40 nm.

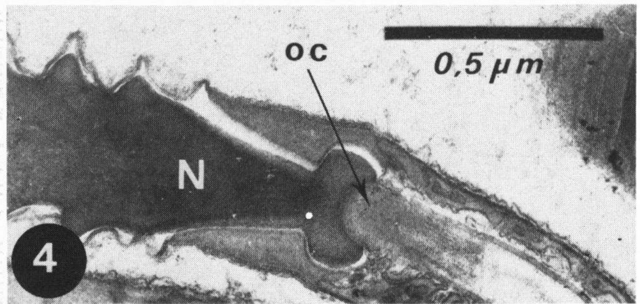
Zone d'attache: La partie basale du noyau, après un rétrécissement, s'élargit en une cupule dont la cavité est tournée vers le centriole; cette cavité reçoit l'organite de connexion (figs. 4 et 5). La partie la plus antérieure du manchon caudal s'adapte autour de ces structures (fig. 4).

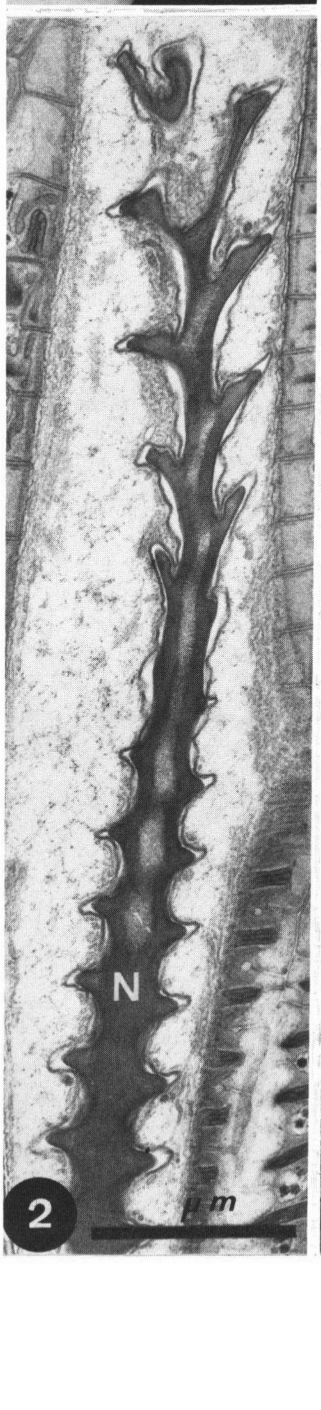
Pièce intermédiaire: Son épaisseur varie de 0,5 µm dans sa partie antérieure jusqu'à 1,25 µm dans ses parties moyenne et postérieure. Elle est constituée sur toute sa longeur d'un flagelle et d'un manchon mitochondrial. L'axonème décrit une spirale à l'intérieur de la queue. De ce fait, il est toujours excentrique (fig. 6). Le flagelle a une structure classique (9 + 2) et est entouré par une gaine striée. Entre les doublets, la gaine présente à sa surface interne neuf épaississements. Le volume cytoplasmique qui entoure le flagelle (compartiment flagellaire) renferme du matériel granulaire assez dense aux électrons (fig. 7, C2) ou quasi-hyalin (id., C3). Cet espace périaxial est entouré, à son tour, par un manchon mitochondrial dont l'aspect est différent selon les niveaux.

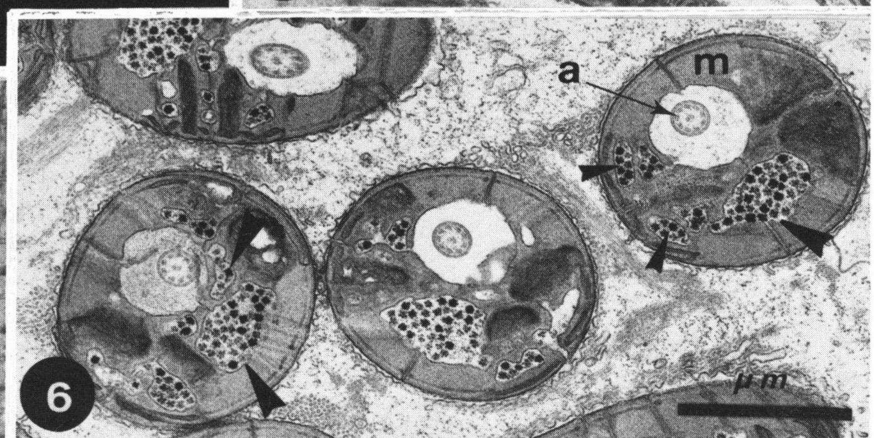
La section du manchon caudal met en évidence quatre mitochondries (fig. 6) dont l'épaisseur est irrégulière, en relation avec la position excentrée du flagelle. Le manchon délimite des cavités intercommunicantes dans lesquelles on peut reconnaître des granules denses

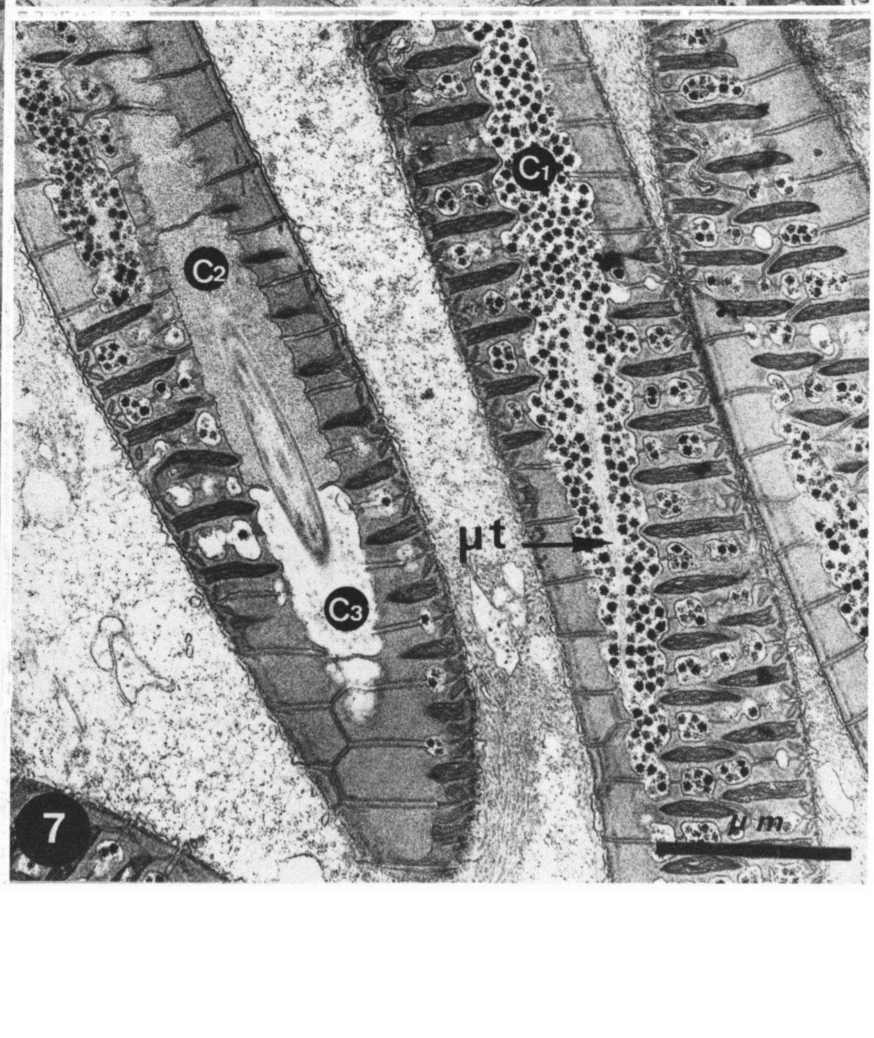
Figs. 1-2, 4, 6-7. *Necrophloeophagus longicornis*. 1, Aspect de la tête du spermatozoïde en microscopie électronique à balayage; a, acrosome; N, noyau. 2, Tête du spermatozoïde. Noter le changement progressif des caractéristiques géométriques de la spire de matériel dense; N, noyau. 4, Zone d'attache; N, noyau; oc, organite de connexion. 6, Coupes transversales dans la queue du spermatozoïde. Les mitochondries (m) délimitent entre elles des compartiments occupés par du glycogène (index); a, axonème. 7, Le manchon mitochondrial et les différents compartiments qu'il délimite; C1, compartiment à glycogène; C2 et C3 constituent géométriquement un seul volume mais se différencient par leur contenu plus ou moins dense aux électrons; µt, microtubules.


N
a
1


oc
0,5 µm
N
4


N
2
µm


a
m
6
µm


C1
C2
µt
C3
7
µm

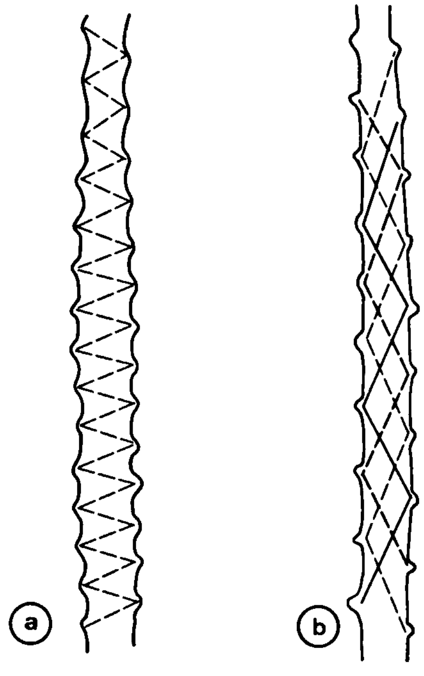


Fig. 3. Répartition géométrique de la spire (*Necrophloeophagus longicornis*, a) ou des spires (*Haplophilus subterraneus*, b) autour du noyau du spermatozoïde. Schémas établis à partir de photos de microscopie électronique à balayage (a) ou à transmission (b).

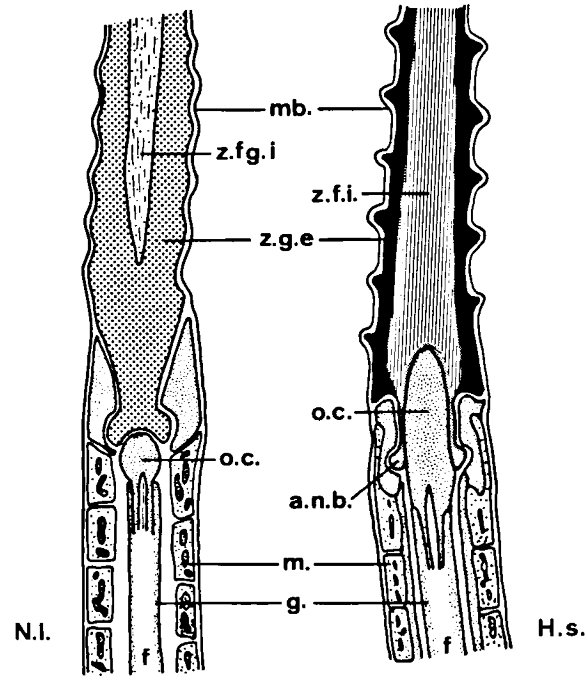


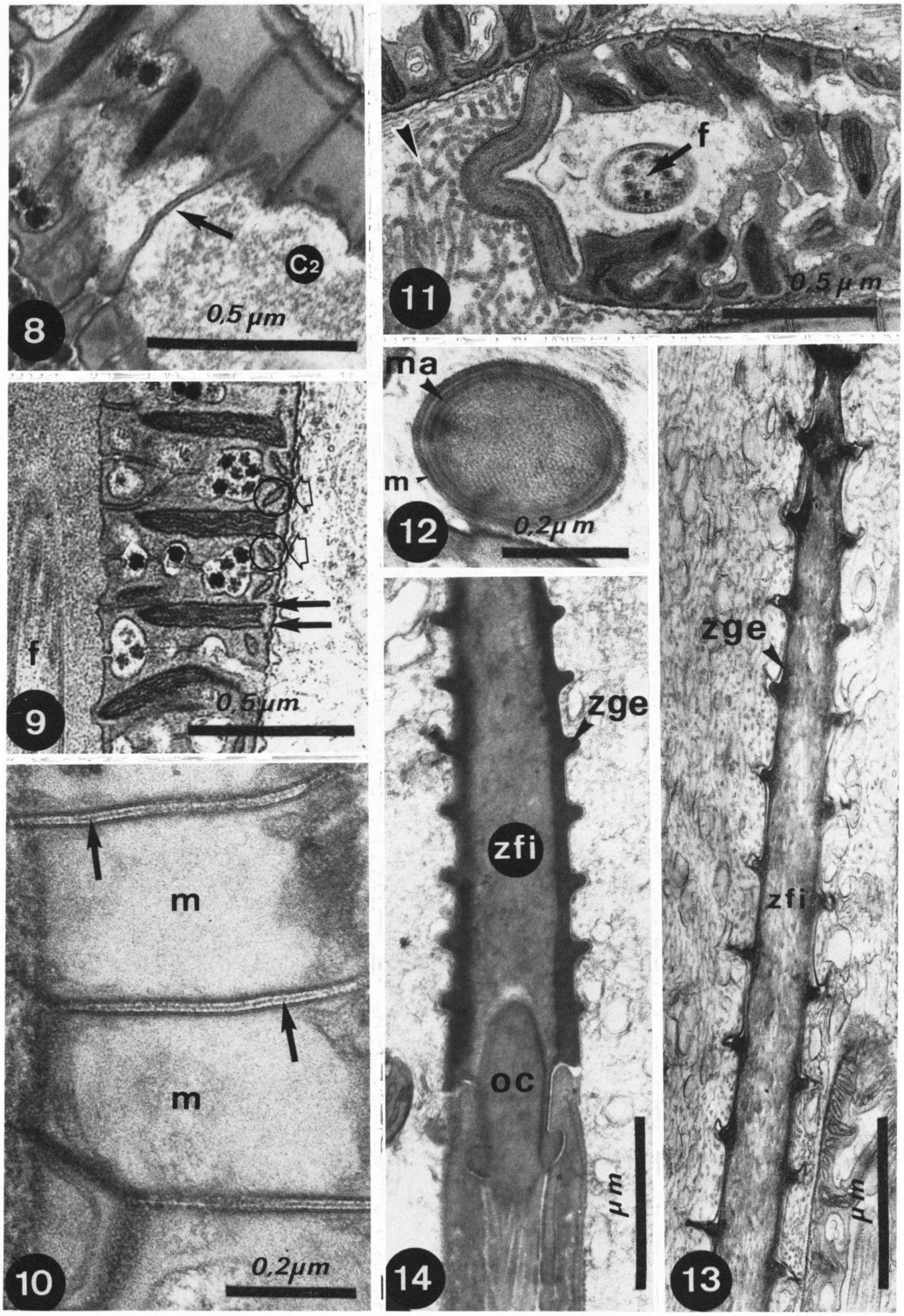
Fig. 5. Représentation schématique de la zone d'attache du spermatozoïde chez *Necrophloeophagus longicornis* (N.l.) et chez *Haplophilus subterraneus* (H.s.); a.n.b., anneau nucléaire basal; f, flagelle; g., gaine flagellaire; m., mitochondrie; mb., membrane du spermatozoïde; o.c., organite de connexion; z.f.i., zone fibrillaire interne; z.fg.i., zone fibrillogranulaire interne; z.g.e., zone granulaire externe.

(environ 50 nm de diamètre). La technique de Seligman modifiée par Thiéry révèle que ces granules sont de nature polysaccharidique et plus précisément glycogénique. Ce sont des particules α de glycogène suivant la nomenclature de Drochmans (1962). La cavité principale constitue un véritable compartiment à glycogène (fig. 7, C1) et décrit une hélice. On peut y reconnaître des microtubules longitudinaux. Les ponts transversaux qui assurent la relation entre les hélices (fig. 8) sont d'origine mitochondriale.

La morphologie des mitochondries varie suivant leur position dans la pièce intermédiaire. Immédiatement sous la zone d'attache, elles ont une hauteur de 0,5 μm, et présentent, en coupe, un saccule longitudinal, aux formes assez irrégulières, rempli de matériel dense. Le second type de morphologie mitochondriale caractérise les parties moyennes et terminales de la pièce intermédiaire. Les mitochondries ont une hauteur moyenne de 0,25 μm et renfer-

Figs. 8-11. *Necrophloeophagus longicornis*. 8, Section du manchon caudal; détail de l'insertion d'un pont transversal (flèche); C2, compartiment 2. 9, Détail de la structure mitochondriale; flèches, matrice mitochondriale; cercles, appendices de la matrice; f, flagelle. 10, Lame dense intermitochondriale (flèches); m, mitochondrie. 11, Partie terminale de la queue du spermatozoïde. Noter la présence d'un feutrage de tubules (index); f, flagelle.

Figs. 12-14. *Haplophilus subterraneus*. 12, Acrosome: coupe transversale. Noter l'aspect pseudocristallin; ma, membrane acrosomiale; m, membrane du spermatozoïde. 13, Structure nucléaire; coupe longitudinale dans la région antérieure montrant les deux phases de matériel nucléaire; zfi, zone fibrillaire interne; zge, zone granulaire externe. 14, Partie postérieure du noyau et zone d'attache; oc, organite de connexion; zfi, zone fibrillaire interne; zge, zone granulaire externe.


8
C2
0,5 µm
11
f
0,5 µm
9
f
0,5 µm
12
ma
m
0,2 µm
13
zge
zfi
µm
10
m
m
0,2µm
14
zge
zfi
oc
µm

ment une formation délimitée par la membrane interne. Les crêtes flexueuses baignent dans une matrice dense. De part et d'autre de ce compartiment matriciel, deux formations obliques (fig. 9) ont reçu le nom d'«appendices» par Horstmann (1968). Il semble qu'il y ait une relation entre ces «appendices» et la matrice. Entre chaque mitochondrie se trouve une lame de matériel dense (fig. 10).

Pièce terminale: La régularité dans la disposition et la structure des mitochondries se perd dans la partie terminale du manchon. Par contre, la zone axiale conserve sa structure. Le manchon est obturé par une formation différenciée («complexe de clôture», Cotelli et al., 1978) (fig. 11).

Haplophilus subterraneus

Acrosome: Chez cette espèce l'acrosome a un diamètre de 0,3 µm. Suivant le plan de coupe, son contenu montre une distribution en couches concentriques, ou prend un aspect pseudocristallin (fig. 12).

Noyau: Son diamètre moyen décroît régulièrement de 0,9 à 0,5 µm de l'arrière vers l'avant. Comme chez *N. longicornis*, le noyau présente deux zones bien définies (figs. 13 et 14). La zone interne, moyennement dense aux électrons, est de nature fibrillaire; les fibrilles ont un diamètre de 20 nm. La zone externe, granulaire, est constituée par trois spires saillantes, ainsi que le prouvent les caractéristiques de la répartition géométrique des bourrelets de l'axe nucléaire (fig. 3b). Le pas de la spire diminue de l'avant (3,2 µm) vers l'arrière (2,5 µm).

Zone d'attache: L'organite de connexion, de forme ogivale, est inséré dans le noyau (fig. 14). Une manchette de matériel cytoplasmique homogène s'accroche et entoure l'anneau basal.

Pièce intermédiaire: Son diamètre, de 0,7 µm dans sa partie antérieure s'élargit peu à peu pour atteindre 1,1 µm. Le flagelle est entouré d'une gaine épaisse (50 à 60 nm dans la partie antérieure, 30 nm dans la partie postérieure). Cette gaine présente une striation périodique dont l'angle d'obliquité par rapport au grand axe du spermatozoïde se situe entre 60 et 70° (figs. 15 et 16). La structure périodique est constituée d'une alternance de bandes sombres (13 nm d'épaisseur) et de bandes claires (6,4 nm).

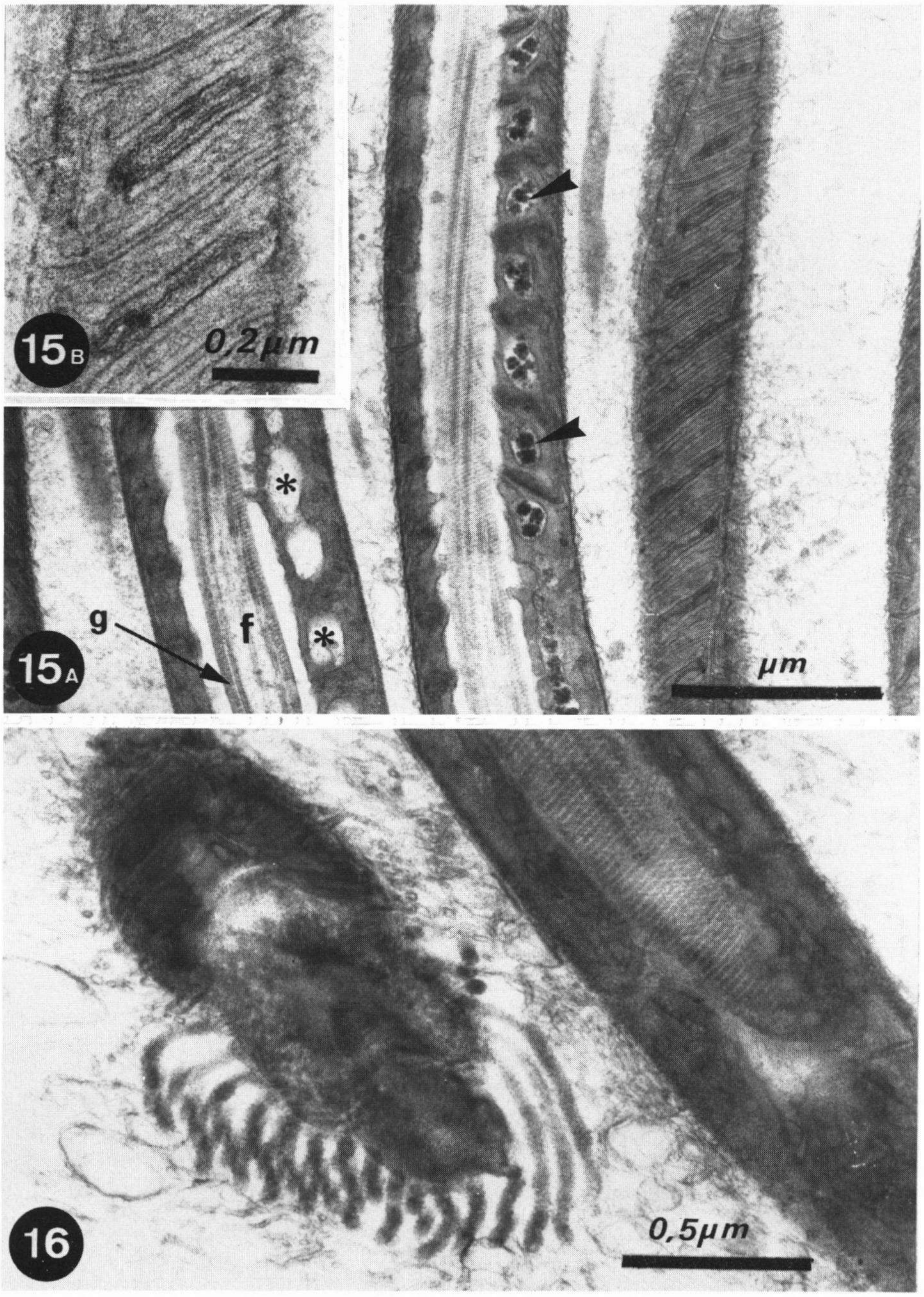
En coupe transversale, la gaine flagellaire montre neuf épaississements, correspondant à l'espace entre les doublets. Autour du complexe flagellaire se trouve un compartiment cytoplasmique hyalin entouré lui-même par un manchon mitochondrial présentant la même complexité de structure que celle qui est observée chez *N. longicornis*. Le manchon mitochondrial est constitué par des empilements successifs de quatre éléments qui délimitent entre eux des cavités intercommunicantes, occupées ou non par des particules denses de glycogène α. La structure des mitochondries est très voisine de celle constatée chez *N. longicornis* (fig. 15).

Pièce terminale: Le spermatozoïde se termine, comme chez *N. longicornis*, par un «complexe de clôture», ensemble de structures ressemblant à un bouchon hérissé d'un chevelu de tubules, qui vient obstruer le manchon mitochondrial (fig. 16).

Scolioplanes acuminatus

Le spermatozoïde de cette espèce montre une grande ressemblance structurale avec ceux de *N. longicornis* et *H. subterraneus*. Cependant dans cette description nous essayerons de mettre l'accent sur les particularités qui différencient les gamètes de ces espèces. Chez *S. acuminatus*, la tête du spermatozoïde est constituée d'un acrosome de forme complexe plus long que celui de *N. longicornis* (environ 10 µm de longueur pour 0,8 µm de diamètre; fig. 17) et d'un noyau spiralé d'environ 30 µm de longueur (fig. 17).

Les grandes différences résident surtout dans la structure de la pièce intermédiaire: le compartiment flagellaire, hyalin, est rectiligne et un compartiment à glycogène s'enroule en spirale autour de lui (fig. 18). Comme chez les deux autres espèces, la morphologie structurale du manchon mitochondrial varie suivant les zones. Les mitochondries de la partie la plus postérieure de la pièce intermédiaire présentent des



Figs. 15-16. *Haplophilus subterraneus*. 15, A: Variations de la structure du manchon mitochondrial selon l'emplacement. Remarquer les cavités communicantes occupées par du glycogène (index) ou complètement vides (étoiles); f, flagelle; g, gaine flagellaire. B: détail de la structure mitochondriale. 16, Complexe de clôture du manchon caudal (à gauche) et section caudale montrant la striation de la gaine flagellaire (à droite).

crêtes rectilignes (fig. 19) réparties selon une séquence caractéristique, le groupe central de trois crêtes étant encadré de part et d'autre d'une crête isolée. Les mitochondries sont en relation par des «plis de jonction». Des particules de glycogène occupent les espaces délimités par ces plis (fig. 20).

DISCUSSION

Nous comparerons les résultats obtenus dans cette étude ultrastructurale des spermatozoïdes d'une part à ceux qui sont observés chez les Géophilomorphes *Geophilus linearis* (cf. Horstmann, 1968) et *Himantarium gabrielis* (cf. Cotelli et al., 1978) et d'autre part aux Scolopendromorphes (*Scolopendra morsitans*, cf. Camatini & Franchi, 1979; *Cryptops hortensis* (Donovan), cf. Beniouri, 1983), Scutigeromorphes (*Scutigera coleoptrata*, cf. Camatini et al., 1977) et Lithobiomorphes (*Lithobius forficatus*, cf. Descamps, 1972).

Une remarquable homogénéité de structure se rencontre dans les quatre ordres de Chilopodes: dans tous les cas, le noyau se compose d'une tête (noyau, acrosome) et d'une queue (pièce intermédiaire, courte pièce terminale). Les gamètes de ces différents ordres présentent cependant des différences structurales:

— La forme et la longueur de l'acrosome varient suivant les espèces; il mesure en effet de 60 à 70 µm chez *Scolopendra morsitans* (cf. Camatini & Franchi, 1979) et n'atteint plus que 1,5 à 7 µm chez les autres espèces.

— Les noyaux possèdent approximativement la même structure: une zone externe granulaire, saillante et spiralée, entoure une zone centrale fibrillaire (*H. subterraneus*; *G. linearis*: Horstmann, 1968; *L. forficatus*: Descamps, 1972) ou fibrillogranulaire (*N. longicornis*) ou granulaire (*C. hortensis*: Beniouri, 1983). Notons que chez *S. morsitans* le noyau semble homogène (Camatini & Franchi, 1979). Le nombre de spires granulaires, trois chez *H. subterraneus* et *H. gabrielis* n'est que de deux chez *G. linearis*. Une seule spire est présente chez *N. longicornis*.

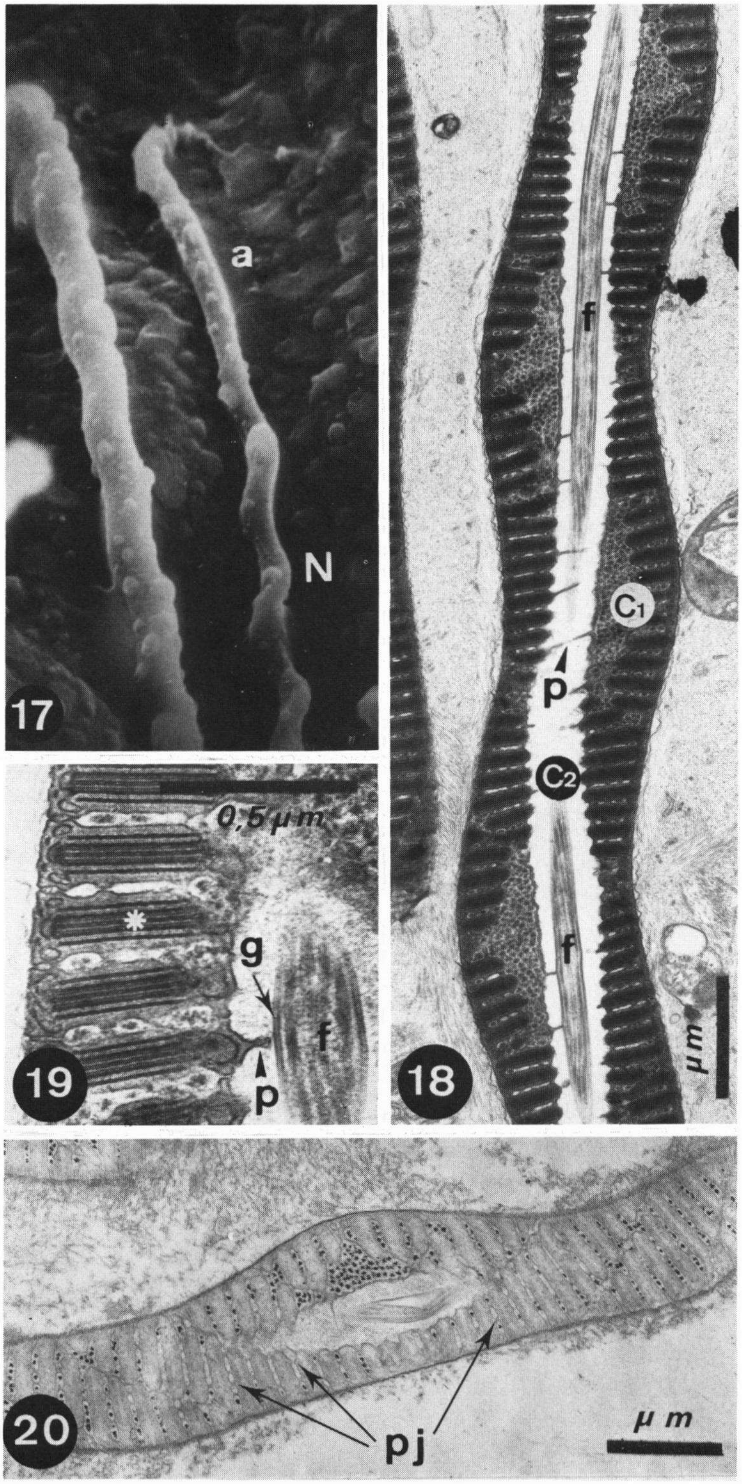
— L'organite de connexion est en forme d'ogive chez *H. subterraneus*, *G. linearis* (cf. Horstmann, 1968), *H. gabrielis* (cf. Cotelli et al., 1978) et *L. forficatus* (cf. Descamps, 1972), alors que chez *C. hortensis* (cf. Beniouri, 1983), *S. morsitans* (cf. Camatini & Franchi, 1979) et *N. longicornis*, il est hémisphérique. Chez *Scutigera coleoptrata* (cf. Camatini et al., 1977) cet organite a la forme d'un cône dont la base serait soudée au noyau.

— Le manchon caudal et la structure finale de la pièce intermédiaire sont plus complexes chez *N. longicornis*, *S. acuminatus*, *H. subterraneus* et *G. linearis* que chez *H. gabrielis*.

— L'axonème a une position excentrée et n'est pourvu que d'une seule gaine striée chez *N. longicornis*, *S. acuminatus* et *H. gabrielis*; il est subaxial et entouré par un épais cylindre strié chez *G. linearis* («Streifenzylinder», Horstmann, 1968) et chez *H. subterraneus*. Chez toutes les espèces l'angle d'obliquité des striations est comparable, compris entre 60 et 70°, et neuf épaississements sont visibles sur la paroi interne de la gaine, en alternance avec les doublets. Il faut souligner que ces structures occupent la même position que les fibres accessoires du flagelle chez les spermatozoïdes de nombreux insectes (Danilova, 1973).

Autre caractère commun, le manchon mitochondrial présente une morphologie structurale différente selon la région de la pièce intermédiaire concernée: plus hautes et moins épaisses sous la zone d'attache, les mitochondries sont plus aplaties et plus larges dans les zones moyenne et postérieure. Chez *N. longicornis* et *H. subterraneus* le manchon mitochondrial montre une grande ressemblance morphologique des constituants principaux avec celui de *G. linearis* (cf. Horstmann, 1968). Chez les deux autres espèces, les différences essentielles portent sur la structure interne des mitochondries.

Enfin, chez les différents Géophilomorphes étudiés des cavités intercommunicantes remplies de granules denses présentant les caractéristiques cytochimiques et morphologiques du glycogène α sont observées dans le manchon mitochondrial. La présence de glycogène dans les spermatozoïdes et notamment dans les espaces extramitochondriaux a souvent été signalée



Figs. 17-20. *Scolioplanes acuminatus*. 17, Aspect de la tête du spermatozoïde en microscopie électronique à balayage; a, acrosome; N, noyau. 18, Structure caudale. Noter la forme hélicoïdale de la queue; C1, compartiment à glycogène; C2, compartiment flagellaire; f, flagelle; p, pont transversal. 19, Détail de la structure caudale. Noter l'arrangement régulier des crêtres mitochondriales (*); f, flagelle; g, gaine flagellaire; p, pont transversal. 20, Tous les espaces, sauf le compartiment flagellaire, sont occupés par du glycogène. Technique de Seligman modifiée par Thiéry; pj, plis de jonction.

(André, 1965; Anderson, 1968; Anderson & Personne, 1970; Personne, 1971). Il est moins abondant chez les Lithobiomorphes (Descamps, 1972) que chez les Géophilomorphes. La différence de richesse en glycogène peut-elle s'expliquer par des gamètes à physiologies différentes? Il ne semble pas que ce soit le cas: en effet, les spermatozoïdes, bien que flagellés, n'étant pas mobiles, leurs réserves ne servent pas aux déplacements. Peut-être alors l'abondance en glycogène est-elle liée à la durée de survie dans les réceptacles séminaux des femelles. Cependant, aucune donnée n'existe à ce sujet. Par contre, il est possible d'utiliser l'abondance en glycogène comme caractère phylogénétique: en effet, ce sont les plus primitifs, les Lithobiomorphes, qui possèdent le gamète le moins riche en glycogène.

Notons que Horstmann (1968) et Cotelli et al. (1978) donnent au manchon caudal le nom de dérivé membranaire et non de dérivé mitochondrial, appellation utilisée par Camatini et al. (1977) chez *S. coleoptrata* et par Descamps (1972, 1976) et Camatini et al. (1974) chez *L. forficatus*. Bien que l'étude détaillée de la spermiogenèse des Géophiles n'ait pas été entreprise, il n'est cependant pas douteux que chez *N. longicornis* et chez *H. subterraneus*, par exemple, tous les éléments internes de la mitochondrie soient parfaitement discernables.

La parti terminale est constituée, au moins chez quatre espèces (*G. linearis*, *H. gabrielis*, *N. longicornis* et *H. subterraneus*) par un «complexe de clôture» (Cotelli et al., 1978) dont les structures sont comparables.

Notre étude confirme l'existence d'une grande constance morphologique des constituants principaux des spermatozoïdes des Chilopodes, comme l'ont déjà signalé Baccetti & Dallai (1978). Cependant deux points méritent d'être soulignés ne serait-ce qu'à l'attention des taxonomistes:

1. *N. longicornis* possède une tête spermatique dont la morphologie est particulière. De plus, cette espèce présente un caractère anatomique (non génital) qui lui est propre: le nervus glandulae cerebralis, nerf reliant la glande cérébrale du cerveau, est orienté antéro-postérieurement au lieu d'être transversal comme chez les autres espèces (Joly & Descamps, 1968).
2. Deux espèces, *H. subterraneus* et *G. linearis*, distinctes morphologiquement et appartenant dans la classification actuelle (Brölemann, 1930; Demange, 1981) à des familles différentes, ont des gamètes très semblables, ce qui suggère une parenté assez (ou très) proche.

BIBLIOGRAPHIE

Anderson, W. A., 1968. Cytochemistry of sea urchin gametes. I. Intramitochondrial localization of glycogen, glucose-6 phosphatase, and adenosine triphosphatase activity in spermatozoa of Paracentrotus lividus. J. Ultrastruct. Res., **24**: 398-411.

Anderson, W. A. & P. Personne, 1970. The localization of glycogen in the spermatozoa of various invertebrate and vertebrate species. J. Cell Biol., **44**: 29-51.

André, J., 1965. Quelques données récentes sur la structure et la physiologie des mitochondries: glycogène, particules élémentaires, acides nucléiques. Archs. Biol., Paris, **76**: 277-304.

Baccetti, B., A. G. Burrini, R. Dallai & V. Pallini, 1979. Recent work in myriapod spermatology (the spermatozoon of Arthropoda XXXI). In: M. Camatini ed., Myriapod biology: 97-104 (Academic Press, London, etc.).

Baccetti, B. & R. Dallai, 1978. The evolution of myriapod spermatozoa. Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg, (N.F.) **21/22**: 203-217.

Beniouri, R., 1983. Contribution à l'étude de la spermatogenèse et de son déterminisme chez les Myriapodes Chilopodes: 1-77, pls. 1-35 (Thèse Doctorat 3ème cycle, Université de Lille I).

Brölemann, H. W., 1930. Éléments d'une faune des Myriapodes de France. Chilopodes. Faune Fr., **25**: i-xix, 1-405.

Camatini, M. & E. Franchi, 1979. Ultrastructural morphology of spermatozoa from Scolopendra morsitans (Myriapoda, Chilopoda). J. Submicrosc. Cytol., **11**: 335-343.

Camatini, M., E. Franchi, A. Saita & L. Bellone, 1977. Spermiogenesis in Scutigera coleoptrata (Myriapoda Chilopoda). J. Submicrosc. Cytol., **9**: 373-387.

Camatini, M., A. Saita & F. Cotelli, 1974. Spermiogenesis of Lithobius forficatus (L.) at ultrastructural level. Symp. zool. Soc. Lond., **32**: 231-235.

Cotelli, F., M. Ferraguti & C. L. Lamia Donin, 1978. Morphologie ultrastructurale du spermatozoïde de Himantarium gabrielis Linnaeus. Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg, (N.F.) **21/22**: 219-229.

Danilova, L. V., 1973. Ultrastructure du flagelle des spermatozoïdes. Usp. sovrem. Biol., **76**: 246-263.

DEMANGE, J. M., 1981. Les Mille-pattes: 1-284 (Boubée, Paris).

DESCAMPS, M., 1972. Etude ultrastructurale du spermatozoïde de Lithobius forficatus L. (Myriapode, Chilopode). Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., **126**: 193-205.

——, 1976. Contribution à l'étude du cycle spermatogénétique et de son déterminisme chez Lithobius forficatus L. (Myriapode, Chilopode): 1-142, pls. 1-23 (Thèse Doctorat Etat, Université de Lille I).

DROCHMANS, P., 1962. Morphologie du glycogène. Etude au microscope électronique de colorations négatives du glycogène particulaire. J. Ultrastruct. Res., **6**: 141-163.

HORSTMANN, E., 1968. Die Spermatozoen von Geophilus linearis Koch (Chilopoda). Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., **89**: 410-429.

JOLY, R. & M. DESCAMPS, 1968. Etude comparative du complexe endocrine céphalique chez les Myriapodes Chilopodes. Gen. comp. Endocr., **10**: 364-375.

PERSONNE, P., 1971. Etude structurale et cytochimique de la pièce intermédiaire du spermatozoïde des Gastéropodes pulmonés: cas de spécialisation mitochondriale: 1-73, pls. 1-18 (Thèse Doctorat Etat, Orsay).

REGER, J. F., M. F. FITZGERALD & M. CAMATINI, 1980. A correlated thin section freeze-fracture study on plasmalemnal and mitochondrial membrane specializations in the principal piece of spermatozoa from the chilopodan Lithobius forficatus L. J. Ultrastruct. Res., **73**: 157-168.

THIÉRY, J. P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microsc., **6**: 987-1018.